第39卷　第5期
2022年9月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 39　No. 5
Sep. 2022

多枝柽柳叶片结构和化学性状对土壤水分变化的响应

李泽厚[1,2,3]，　李蕊希[1,2,3]，　张舒斌[1,2,3]，　王崇斌[1,2,3]，　郑明明[1,2,3]，
董叶卿[1,2,3]，　吴　雪[1,2,3,4]

（1. 新疆大学生态与环境学院，新疆 乌鲁木齐　830017；2. 绿洲生态教育部重点实验室，
新疆 乌鲁木齐　830017；3. 新疆精河温带荒漠生态系统教育部野外科学观测研究站，新疆 精河　833300；
4. 新疆大学生态学博士后科研流动站，新疆 乌鲁木齐　830017）

摘　要：荒漠植物经过与极端环境博弈，发展出了独特的叶片功能性状，是其为适应长期干旱胁迫所采取的生态对策之一。本研究在塔里木盆地北缘不同土壤水分条件下以多枝柽柳（*Tamarix ramosissima*）为研究对象，调查其种群特征，测定分析其叶片结构和化学性状以及主要土壤理化性质。结果表明：（1）土壤水分对柽柳叶片全氮、全磷、C:P、C:N、平均叶厚和平均叶面积等性状具有显著影响。（2）随着土壤含水量增加，柽柳叶片N:P呈现下降趋势，其生长逐渐从受磷限制转变为受氮限制。（3）柽柳叶片全磷含量与C:P、N:P之间呈极显著负相关（$P<0.01$）、C:N与平均叶面积呈显著正相关（$P<0.05$）。（4）土壤含水量是影响柽柳叶片功能性状的重要因素，柽柳通过部分叶片性状之间的协同变化以便更好地适应干旱环境。研究结果可为干旱荒漠地区生态保护和恢复过程中植物生态适应性评价提供科学依据。

关键词：多枝柽柳；土壤含水量；叶片性状；生态对策；塔里木盆地

土壤水分是土壤的重要组成部分，影响着土壤的形成和发育，也影响着土壤的物理化学和生物过程。土壤水分是衡量干旱和土地状况的重要指标，土壤含水量的多少影响着荒漠生态系统中水分和能量交换，并制约其稳定性[1]。土壤水分状况在不同环境间因气候、植被、地形、质地差异等因素存在异质性[2]。干旱区水资源稀缺，土壤水分是干旱荒漠区植物生长最主要的限制因子，能够影响植物的种子存活率[3]、个体形态特征[4]、生理特征[5]、对养分的吸收[6]、生活史[7]和群落特征[8]等诸多方面；以上特征会直接或间接地影响植物的适合度，从而影响其个体及种群的生长、繁殖和生存，这些特征被称为植物功能性状[9]，植物的功能性状可用于预测植物表现和分布[10]，解释多样性-生产力关系[11]、分析植物群落对干扰的响应[12]以及研究生态系统功能[13]等，是近年来生态学领域的研究热点[14]。叶片是植物与外界环境接触面积最大，对环境变化最为敏感的器官[15]，易于被观察和测量[16]，尤其是植物叶片的结构和化学性状最受关注；前者反映了叶片的生物化学结构，包括叶片的面积、厚度、比叶面积、叶干物质质量、比叶重等，后者反映了叶片的新陈代谢，包括叶片中元素的组成及其比例关系等。目前，已有大量关于土壤水分变化对植物叶片结构和化学性状影响的研究。例如在全球尺度上，叶干物质含量随着水分胁迫的加剧而增大[17]；冯燕等[18]发现，重度水分胁迫能显著降低霸王（*Zygophyllum xanthoxylum*）和柠条（*Caragana korshinskii*）的总叶面积；熊炳霖等[19]发现，干旱胁迫下玉米（*Zea mays*）叶片碳氮比显著升高，这可能是因为干旱诱导了叶片衰老；任昱等[20]发现，在模拟降雨增加的条件下，白

收稿日期：2022-02-27；　**修订日期：**2022-06-11
基金项目：新疆维吾尔自治区自然科学基金（2020D01C053）；国家自然科学基金（32001145）；新疆维吾尔自治区教育厅“天池博士计划”（TCBS202054）
作者简介：李泽厚（2001-），男，主要研究方向为植物生态学. E-mail: 1534886844@qq.com
通讯作者：吴雪. E-mail: wuxue@xju.edu.cn

刺（*Nitraria tangutorum*）可以通过扩大气孔的方式来增强固碳能力；Ogaya等[21]发现，干旱能降低冬青栎（*Quercus ilex*）和阔叶欧女贞（*Phillyrea latifolia*）的叶片厚度和比叶质量。但是涉及极端干旱区植物叶片性状变化和权衡的研究相对有限[22]。

塔里木盆地北缘降水稀少，蒸发强烈，是我国极端干旱区域，也是生态高度敏感区域；多枝柽柳（*Tamarix ramosissima*，以下简称柽柳）因其耐旱、耐盐、耐贫瘠，是该区域的关键种[23]，对维持荒漠生态系统稳定起到重要作用；该区域因地下水潜水位变化较大，土壤水分条件存在较大差异。本研究旨在分析不同土壤水分条件下柽柳叶片结构和化学性状的变化趋势和相关性，探究典型荒漠植物柽柳的生态适应对策，以期为干旱荒漠地区生态保护和恢复过程中植物生态适应性评价提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于塔里木盆地北缘阿拉尔市周边，平均海拔为1013 m，属于暖温带大陆性干旱气候；年均日较差为14~16 ℃，年均气温10.8 ℃，平均年降水量48.5 mm，平均年蒸发量2000 mm左右，平均无霜期220 d；土壤类型主要为灌漠土、棕漠土、盐土、风沙土[24]。研究区林草覆盖率低，约为10%，植物种类稀少，主要代表物种有多枝柽柳（*Tamarix ramosissima*）、胡杨（*Populus euphratica*）、梭梭（*Haloxylon ammodendron*）、芦苇（*Phragmites australis*）、骆驼刺（*Alhagi sparsifolia*）、花花柴（*Karelinia caspica*）等。其中，柽柳是研究区分布最为广泛的优势种，因其具有抗旱、耐盐、根系深等特点，在调节气候、改良盐碱土、防治荒漠化等方面发挥着重要作用。

1.2 调查与采样

2020年7月在研究区选择绿洲、过渡带和荒漠3种生境设立样地，其土壤水分含量分别在30.50%~32.85%，17.23%~24.87%，0.07%~1.16%范围内，分别代表高、中、低3个土壤水分条件；在每个样地中分别设置3个20 m×20 m的调查样方，详细记录样方中柽柳的数量特征（密度、盖度）和形态特征（株高、冠幅）；调查完成后，在样方中选取形态相近、长势良好的柽柳，采集其成熟健康叶片若干装入信封，放入冰盒带回实验室。同时，采用土钻法在样方内采集0~20 cm表层土壤3份，去除表层凋落物、植物根系和石块等杂质后混合均匀，分成2份，1份装入自封袋用于土壤理化性质测定，1份装入铝盒中用于土壤含水量测定。

1.3 叶片性状测定

叶片性状测定于2020年12月开展，本研究测定的植物叶片结构性状指标有：叶片面积（LA，cm^2）、叶片厚度（LT，cm）、比叶面积（SLA，$cm^2 \cdot g^{-1}$）、叶组织密度（LTD，$g \cdot cm^{-3}$）等；化学性状指标有：叶片有机碳含量（LOC，$g \cdot kg^{-1}$）、氮含量（LNC，$g \cdot kg^{-1}$）、磷含量（LPC，$g \cdot kg^{-1}$）、C:N、C:P、N:P等。

结构性状测定方法：选取充分伸展、健康完整的叶片，使用便携式扫描仪（CanoScan LiDE300）进行扫描，使用Win-RHIZO（Pro 2009b）系统分析获得LA；使用100分度游标卡尺测量LT。将扫描后的叶片放入烘箱中105 ℃杀青0.5 h，然后在80 ℃烘干至恒重后称重，获得叶干质量（LDMC）。通过公式计算获得SLA和LTD：

$$SLA = LA/LDMC \quad (1)$$

$$LTD = LDMC/(LT \times LA) \quad (2)$$

化学性状测定方法：使用粉碎机（NM200，Retsch，Haan，Germany）研磨烘干后的植物叶片并过0.15 mm筛，装入密封袋保存。利用重铬酸钾外加热法测定LOC；全自动凯氏定氮仪（The Swedish FOSS，Kjeltec™8400）测定LNC；钼锑抗比色法测定LPC；计算得出叶片C:N、C:P、N:P。

1.4 土壤指标测定

测定的土壤指标有土壤含水量（SWC，%）、pH、电导率（EC，$\mu S \cdot cm^{-1}$）等，其中土壤含水量采用烘干法测定；pH和电导率采用电极电位法测定（水土比5:1）。

1.5 数据统计与分析

利用Excel 2019进行数据整理，R语言进行单因素方差分析（One-way ANOVA），OriginPro 2019进行绘图。用单因素方差分析比较不同土壤水分条件下植物叶片性状指标与土壤指标差异，用Pearson法分析不同土壤水分条件下植物叶片性状间的相关性，用主成分分析法（PCA）确定叶片性状变化的主要因素。在主成分分析图中，用带箭头的线段来表示柽柳叶片结构和化学性状，两个箭头之间的夹角表示性状之间的相关性，夹角越大，相关性越小；箭头越长，表示该性状对前两个排序轴的贡献越大。

2 结果与分析

2.1 不同土壤水分条件柽柳种群特征与土壤理化性质

柽柳的株高、冠幅和盖度在不同土壤水分条件下存在显著差异($P<0.05$)(表1)。其中,低土壤水分条件下柽柳的株高、冠幅与盖度均显著低于高土壤水分条件($P<0.05$)。此外,不同土壤水分条件间土壤含水量和土壤电导率也存在显著差异($P<0.05$)(表2),其中低土壤水分条件下的土壤电导率显著高于高土壤水分条件($P<0.05$)。随着土壤含水量由低到高增加,植物盖度呈现出逐渐增加的趋势,而土壤电导率呈现相反趋势,高土壤水分条件下的植物盖度相较于低土壤水分条件增加了0.77倍,但土壤电导率降低了82%。

2.2 不同土壤水分条件下柽柳叶片性状变化

2.2.1 化学性状变化 柽柳叶片全磷、全氮、C:N和C:P等化学性状在不同土壤水分条件下存在显著差异($P<0.05$)(图1)。随着土壤水分条件由低到高转变,柽柳叶片氮磷含量呈现出明显变化,其中,高土壤水分条件下柽柳叶片全磷和全氮含量显著高于中土壤水分条件($P<0.05$),分别增加了0.3倍和0.75倍;但C:N和C:P显著低于中土壤水分条件($P<0.05$),分别降低了24%和42%。

2.2.2 结构性状变化 柽柳叶片平均叶厚和平均叶面积等结构性状在不同土壤水分条件下存在显著差异($P<0.05$)(图2)。随着土壤水分条件由低到高转变,平均叶厚和平均叶面积均在中土壤水分条件下达到最大,中土壤水分条件下柽柳叶片平均叶厚显著高于高土壤水分条件($P<0.05$),平均叶面积显著高于低土壤水分条件($P<0.05$),但高低土壤水分条件之间均无显著差异。

2.3 柽柳叶片性状的相关性

如表3所示,柽柳叶片的全磷与C:P、N:P呈极显著负相关($P<0.01$),与平均叶厚呈显著负相关($P<0.05$);全氮与C:N呈极显著负相关($P<0.01$),与C:P和平均叶厚呈显著负相关($P<0.05$);C:N与平均叶面积呈显著正相关($P<0.05$);C:P与C:N、N:P呈显著正相关($P<0.05$);平均叶厚与叶组织密度呈显著负相关($P<0.05$)。

2.4 柽柳叶片性状主成分分析

主成分载荷矩阵表明(表4),主成分一、二、三解释的方差分别为总方差的51.3%、24.7%和14.5%,合计90.5%,可解释10个叶片性状绝大多数变异;这3个主成分分别受C:P、叶组织密度和有机碳等的影响最大;C:P、比叶面积、有机碳的综合得分最高,分别为0.832、0.262和0.238,最能代表叶片性状变化的主要因素。

在主成分分析图中(图3),从箭头夹角看,平均叶面积、平均叶厚、C:N、C:P、N:P与第一排序轴呈正相关;有机碳、全磷、全氮、叶组织密度、比叶面积与第一排序轴呈负相关。全磷与C:P、N:P呈负相关,全氮与C:N呈负相关,全氮与全磷呈正相关,C:P、N:P、C:N两两之间呈正相关,平均叶厚与平均叶面积呈正相关。从箭头的长度看,C:P、全磷、比叶面积

表1 不同土壤水分条件柽柳种群特征

Tab. 1 Population characteristics of *Tamarix ramosissima* under different soil water conditions

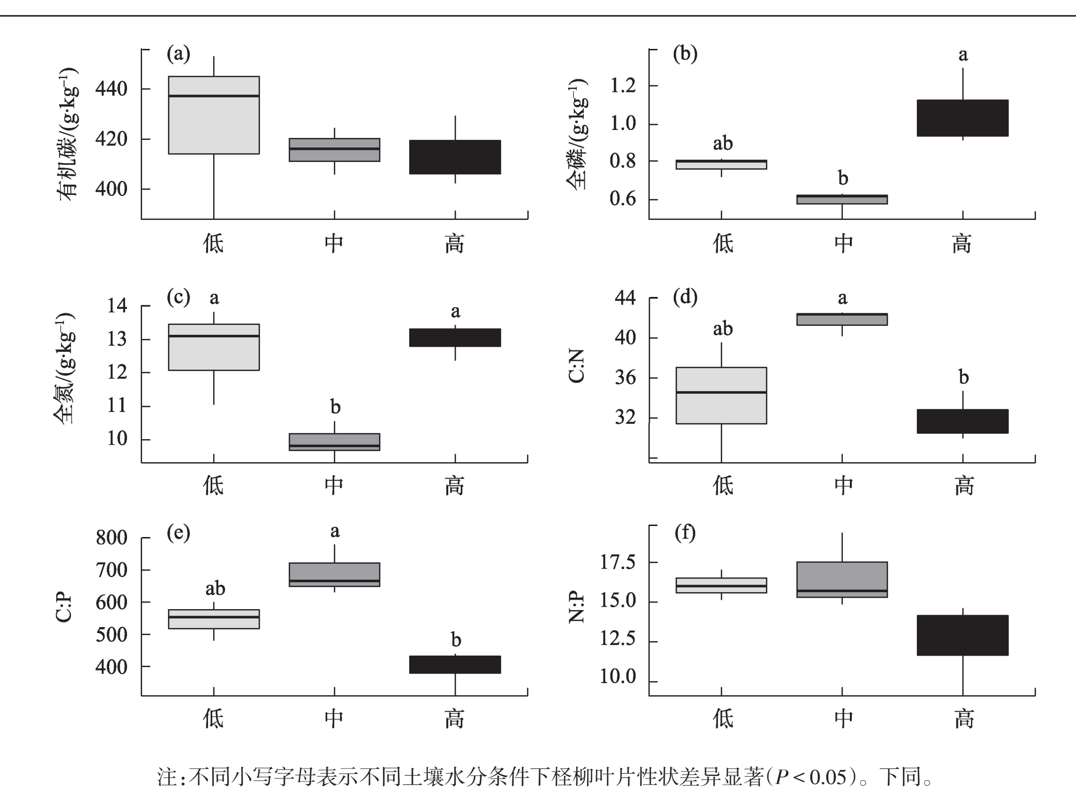
土壤含水量	株高/cm	冠幅/cm	密度/(株·hm^{-2})	盖度/%
低	161.98±0.39b	202.41±1.52b	191.67±3.93	51.67±0.41c
中	132.04±0.62b	190.63±1.68b	383.33±11.37	66.67±0.36b
高	380.81±3.50a	398.47±5.91a	183.33±7.83	91.67±0.30a

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

表2 不同土壤水分条件主要土壤理化性质

Tab. 2 Soil physical and chemical properties under different soil water conditions

土壤含水量	土壤pH	土壤电导率/(μS·cm^{-1})	土壤含水量/%
低	8.24±0.04	2293±7.80a	0.55±2.03c
中	8.29±0.17	1744±8.57a	22.30±0.88b
高	8.74±0.05	420±2.30b	31.56±0.22a



注:不同小写字母表示不同土壤水分条件下柽柳叶片性状差异显著($P < 0.05$)。下同。

图1　不同土壤水分条件柽柳叶片化学性状

Fig. 1　*Tamarix ramosissima* leaf chemical traits under different soil water conditions

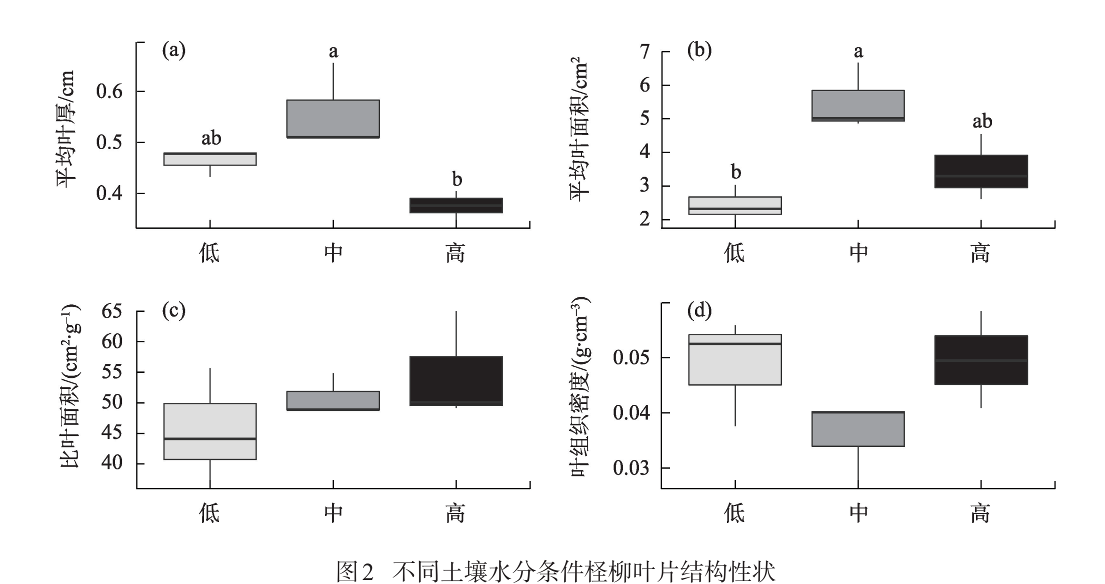


图2　不同土壤水分条件柽柳叶片结构性状

Fig. 2　*Tamarix ramosissima* leaf structural traits under different soil water conditions

等3个指标的箭头长度较长,表明其对前两轴的贡献较大。

3 讨 论

3.1 土壤水分对柽柳叶片化学性状的影响

土壤含水量不仅制约植物的生长分布,还会影响其养分吸收[25]。氮和磷都是叶片重要的营养元素,也是陆地生态系统植物生长的限制性元素[26],会直接影响植物的代谢过程。本研究表明,低土壤水分条件下柽柳叶片的全氮、全磷含量较高(图1),这是因为较高的氮素营养水平可以促进蛋白质的积累与转化[27],并在缺水前促进氮化物的正常代谢[28],而磷元素可以改善植物体内的水分关系,加强植物对缺水环境的适应能力[29];在水分高度缺乏的情况

表3 柽柳叶片性状相关系数

Tab. 3 Correlation coefficients of *Tamarix ramosissima* leaf traits

指标	有机碳	全磷	全氮	C:P	C:N	N:P	平均叶厚	平均叶面积	比叶面积	叶组织密度
有机碳	1	0.05	−0.12	0.17	0.34	−0.08	−0.14	−0.49	−0.41	0.37
全磷		1	0.61	−0.94**	−0.59	−0.87**	−0.72*	−0.52	0.56	0.25
全氮			1	−0.74*	−0.97**	−0.20	−0.77*	−0.61	0.13	0.51
C:P				1	0.75*	0.79*	0.70*	0.49	−0.49	−0.29
C:N					1	0.19	0.71	0.47*	−0.23	−0.41
N:P						1	0.42	0.28	−0.52	−0.08
平均叶厚							1	0.63	−0.06	−0.74*
平均叶面积								1	0.21	−0.59
比叶面积									1	−0.60
叶组织密度										1

注:*表示在 $P < 0.05$ 水平上显著;**表示在 $P < 0.01$ 水平上显著。

表4 柽柳叶片性状主成分载荷矩阵

Tab. 4 Principal component loading matrix of *Tamarix ramosissima* leaf traits

叶片性状	第一主成分	第二主成分	第三主成分	综合得分	综合位次	公因子方差
有机碳	−0.024	0.639	**0.683**	0.238	3	0.874
全磷	−0.900	−0.296	0.311	−1.532	8	0.995
全氮	0.866	0.113	−0.426	−1.712	9	0.944
C:P	**0.929**	0.307	−0.063	0.832	1	0.962
C:N	0.827	0.041	0.544	−3.132	10	0.981
N:P	0.630	0.403	−0.597	−1.511	7	0.915
平均叶厚	0.886	−0.254	0.046	0.156	5	0.852
平均叶面积	0.688	−0.505	−0.190	−0.194	6	0.764
比叶面积	−0.282	−0.901	0.108	0.262	2	0.903
叶组织密度	−0.539	**0.755**	−0.061	0.216	4	0.865
特征值	5.134	2.468	1.453			
贡献率/%	51.341	24.677	14.532			
累计贡献率/%	51.341	76.018	90.550			

注:加粗的数字表示该性状在该主成分中具有最高的载荷。

下,根系会将所吸收的氮和磷更多地分配给叶片,使得叶片氮磷元素增加,从而缓解干旱对植物光合作用及其他代谢活动的不利影响,因此在本研究中,低土壤水分条件下的柽柳叶片氮、磷含量相对较高,这与李善家等[30]研究所呈现的规律一致。此外,本研究显示,中土壤水分条件下的柽柳叶片氮、磷含量最低,一方面可能是因为干旱胁迫抑制了微生物的呼吸作用[31],降低了氮、磷的矿化速率以及植物根系对矿质元素的吸收能力受限导致植物木质部液流粘滞性增大[32],从而导致更少的氮、磷由根系运送到叶片;另一方面,相较于低土壤水分条件,中水分区域柽柳的密度更大(表1),这会加剧柽柳对养分的竞争,使单株柽柳获取的氮磷营养减少。而在高土壤水分条件下,柽柳叶片氮和磷含量显著增加,可能是因为土壤微生物量增加,土壤有机质的分解速率也随之提高[33];氮和磷在土壤溶液中的扩散能力增强,土壤水分提高了营养元素的可利用性,促进植物的吸收[34]。所以,高水分的叶片全氮、全磷高于中水分,而C:N、C:P低于中水分。植物叶片N:P临界值通常被作为描述土壤养分限制性的指标,已有研究表明:当N:P高于16时,植物生长主要受磷限制;低于14时,则主要受氮限制[35];本研究结果表明,在低和中土壤水分条件下柽柳生长受到磷限制,而在高土壤水分条件时转变为氮限制。

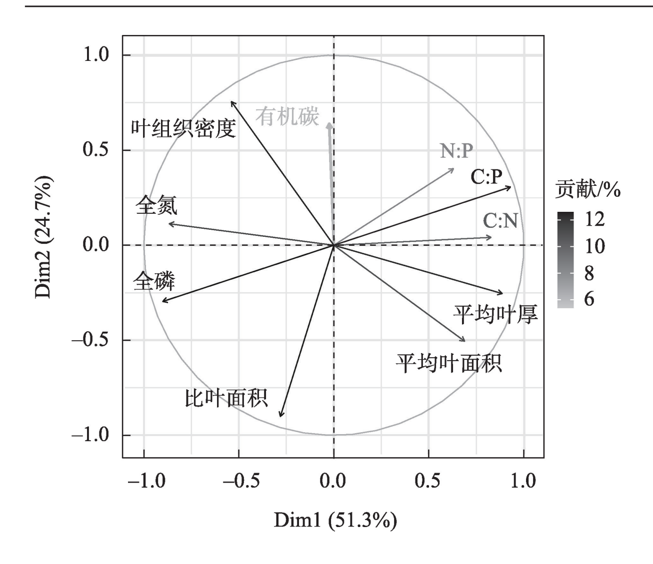


图3 柽柳叶片性状主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis of *Tamarix ramosissima* leaf traits

3.2 土壤水分对柽柳叶片结构性状的影响

本研究显示,柽柳叶片平均叶厚和平均叶面积等结构性状受水分影响显著,二者均在中土壤水分条件达到最高,而低和高土壤水分条件时较低(图2)。叶片厚度主要由叶肉细胞的大小和层数决定,更大的叶肉细胞具有更大和更多的叶绿体[36],可以有效地提高光能利用效率。较厚的叶片有更厚的角质层,不仅能降低蒸腾作用,而且储水能力也更强。同时,较厚的叶片有更高的热容量,可以抑制叶片温度迅速升高[37]。干旱条件下柽柳叶片厚度和面积都相对较小,这是因为缺水会限制植物叶片的水分代谢,造成叶片水势降低、干物质积累速率下降,抑制叶片细胞的分裂和延伸,从而导致叶片厚度和面积减小,这与焦亮等[38]的研究一致。另一方面,在干旱荒漠地区,气候炎热,植物需要通过水分蒸腾来降温,较小的叶片可以通过更强的表面热导率和热对流速率更有效地降低叶片表面温度[39],防止高温灼伤,因此在低土壤水分条件下柽柳叶面积减小。类似的结果也出现在高土壤水分条件下(图2),这可能是因为尽管较大的叶片面积意味着较高的净光合速率,但是整株植物对光的获取在很大程度上取决于冠幅[40]。高土壤水分条件的柽柳盖度最高(91%),这会影响叶片对光的捕捉和获取,所以可能呈现出叶面积减小的趋势[41],以减少叶片之间的相互遮挡。这与张静等[42]研究结果一致,即当土壤含水量持续增加时,柽柳叶片厚度和面积反而减小。

3.3 柽柳叶片性状间的权衡

叶片不同性状通常不是独立发挥作用,而是彼此之间具有密切的权衡关系,因此叶片性状之间的相关性是普遍存在的[43],也反映了植物对环境变化的生态适应性。氮磷元素是植物体内磷脂、蛋白质、核酸等重要生物分子的关键组成成分,广泛参与许多重要生理生化过程,如光合作用和呼吸作用等[44-45],因此2种元素浓度之间通常密切相关,这也在众多研究中得到了证实[46-47]。而本研究中柽柳叶片氮磷含量没有显著相关性(表3),原因可能是中低土壤水分条件下柽柳叶片磷含量无显著差异,而低水分条件下柽柳叶片氮含量显著高于中水分条件,从而导致叶片氮磷含量相关关系较弱(图1)。C:N和C:P表示植物吸收氮磷等营养元素时固碳的能力[48];研究结果显示柽柳叶片全磷与C:P,全氮与C:N之间均呈极显著负相关($P<0.01$)(表3)。当土壤水分对植物氮磷元素吸收造成影响时,也会干扰植物获取碳素的能力;但碳是植物体的骨架元素,一般不直接参与植物的生产过程[49],且稳定的叶片碳含量体现了植物的内稳态机制,这与刘旻霞[50]和孙一梅等[51]研究结果一致。此外,柽柳叶片叶组织密度与平均叶厚之间也呈显著负相关关系($P<0.05$)(表3);这可能是因为在极端缺水条件下,为了降低蒸腾作用和提高储水能力,叶片厚度增加,叶组织细胞排列更加疏松,细胞间隙增大,栅栏组织细胞密度减小,干物质所占的比例减小[36],从而导致叶组织密度减小;与王鑫等[52]的研究结果不同,柽柳的叶片面积和厚度呈正相关,是因为叶片不仅需要通过减小叶面积来提高水分利用效率,还需要减少叶片厚度来促进二氧化碳在叶片间的扩散[53]。在本研究中,C:N增加时,比叶面积有减小的趋势,这可能涉及养分吸收、比叶面积与叶片寿命等三者之间权衡;水分胁迫可导致叶片寿命降低,而C:N增加是植物延长其叶片寿命的一种策略[54]。已有研究指出,比叶面积较高的叶片生长速率较快,但寿命短,养分利用效率低[55];为了减弱干旱对光合作用的抑制作用,叶片中的氮磷含量增加,从而提高羧化酶的含量和活性;而比叶面积小的叶片可能将大部分物质用于构建保卫组织,增加叶片厚度[56],但这也会导致二氧化碳从气孔到叶绿体的扩散途径增长,阻力增大,不利于光合作用;因此,比叶面积与叶氮、叶磷呈正相关[57]。由此可见,柽柳通过

叶片性状之间的权衡,形成最优功能组合来适应干旱恶劣的生存环境[52]。

4 结 论

本研究以塔里木盆地北缘低、中、高3个土壤水分条件下的多枝柽柳为研究对象,对其叶片结构和化学性状进行了测定和分析,得到如下主要结论:

(1) 土壤水分条件对柽柳叶片性状具有显著影响,其中在中土壤水分条件下,柽柳叶片C:P、C:N、平均叶厚、平均叶面积等性状最大,全磷、全氮含量最低,说明柽柳叶片性状对土壤含水量变化的响应是非线性的。

(2) 柽柳叶片N:P均值在中低水分条件下大于16,而高水分条件下小于14,表明其生长随着土壤含水量增加逐渐由磷限制型转变为氮限制型。

(3) 柽柳部分叶片性状,如全磷与C:P、全氮与C:N、叶组织密度与平均叶厚之间存在着显著相关关系,说明其各个性状之间具有一定的权衡,柽柳通过资源调节分配以协同变化,从而提高对环境的适应性。

本研究丰富了干旱区植物功能性状的研究成果,在一定程度上揭示了柽柳对于生境土壤水分变化的适应与响应机制,有助于理解植物在干旱环境中的生态策略,可为荒漠地区生态保护、恢复与管理过程中植物生态适应性评价提供科学依据。

参考文献(References):

[1] 杨磊, 张子豪, 李宗善. 黄土高原植被建设与土壤干燥化:问题与展望[J]. 生态学报, 2019, 39(20): 7382-7388. [Yang Lei, Zhang Zihao, Li Zongshan. Effects of large-scale re-vegetation on soil desiccation in the Loess Plateau: Problems and perspectives [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(20): 7382-7388.]

[2] 张伟, 刘德玉, 喻生波, 等. 极端干旱区敦煌西湖湿地土壤水分特征及空间变异性研究[J]. 甘肃地质, 2020, 29(1-2): 79-84. [Zhang Wei, Liu Deyu, Yu Shengbo, et al. Study on soil moisture characteristics and spatial variability of Dunhuang Xihu wetlands in extremely arid regions[J]. Gansu Geology, 2020, 29(1-2): 79-84.]

[3] Mordecai E A. Soil moisture and fungi affect seed survival in *California* grassland annual plants[J]. PLoS One, 2012, 7(6): e39083.

[4] Thorne M A, Frank D A. The effects of clipping and soil moisture on leaf and root morphology and root respiration in two temperate and two tropical grasses[J]. Plant Ecology, 2009, 200(2): 205-215.

[5] Kapoor D, Bhardwaj S, Landi M, et al. The impact of drought in plant metabolism: How to exploit tolerance mechanisms to increase crop production[J]. Applied Sciences, 2020, 10(16): 5692.

[6] Gutiérrez-Boem F H, Thomas G W. Phosphorus nutrition and water deficits in field-grown soybeans[J]. Plant and Soil, 1999, 207 (1): 87-96.

[7] 张景光, 王新平, 李新荣, 等. 荒漠植物生活史对策研究进展与展望[J]. 中国沙漠, 2005, 25(3): 306-314. [Zhang Jingguang, Wang Xinping, Li Xinrong, et al. Advances and prospect of researches on desert plant life history strategies[J]. Journal of Desert Research, 2005, 25(3): 306-314.]

[8] 王飞, 郭树江, 樊宝丽, 等. 不同年代梭梭叶功能性状差异及其与土壤因子的关系[J]. 草业科学, 2020, 37(12): 2486-2496. [Wang Fei, Guo Shujiang, Fan Baoli, et al. Variation in leaf functional traits of different-aged *Haloxylon ammodendron* communities, and the relationship with soil factors[J]. Pratacultural Science, 2020, 37(12): 2486-2496.]

[9] 李金霞, 孙小妹, 刘娜, 等. 黑果枸杞功能性状对氮磷添加的响应及其可塑性[J]. 应用生态学报, 2021, 32(4): 1279-1288. [Li Jinxia, Sun Xiaomei, Liu Na, et al. Response and plasticity of functional traits in *Lycium ruthenicum* to N and P addition[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(4): 1279-1288.]

[10] Lopez-Iglesias B, Villar R, Poorter L. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species[J]. Acta Oecologica, 2014, 56: 10-18.

[11] Roscher C, Schumacher J, Lipowsky A, et al. A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity-productivity relationships over 7 years in experimental grasslands [J]. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2013, 15(3): 139-149.

[12] Bernhardt-Römermann M, Gray A, Vanbergen A J, et al. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: A Pan-European multi-site experiment[J]. Journal of Ecology, 2011, 99(3): 777-787.

[13] Gross N, Le Bagousse-Pinguet Y, Liancourt P, et al. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality[J]. Nature Ecology and Evolution, 2017, 1(5): 1-9.

[14] 贺鹏程, 叶清. 基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 523-533. [He Pengcheng, Ye Qing. Plant functional traits: from individual plant to global scale[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2019, 27 (5): 523-533]

[15] Valladares F, Wright S J, Lasso E, et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest[J]. Ecology, 2000, 81(7): 1925-1936.

[16] 岳喜元, 左小安, 庾强, 等. 降水量和短期极端干旱对典型草原植物群落及优势种羊草(*Leymus chinensis*)叶性状的影响[J]. 中国沙漠, 2018, 38(5): 1009-1016. [Yue Xiyuan, Zuo Xiao'an, Yu Qiang, et al. Effects of precipitation and short term extreme

drought on leaf traits in Inner Mongolia typical steppe[J]. Journal of Desert Research, 2018, 38(5): 1009−1016.]

[17] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs[J]. Ecology, 2001, 82 (2): 453−469.

[18] 冯燕, 王彦荣, 胡小文. 水分胁迫对两种荒漠灌木幼苗生长与水分利用效率的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(4): 293−298. [Feng Yan, Wang Yanrong, Hu Xiaowen. Effects of soil water stress on seedling growth and water use efficiency of two desert shrubs[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(4): 293−298.]

[19] 熊炳霖, 王仕稳, 王鑫月, 等. 干旱胁迫下氮肥对玉米叶片衰老影响及与碳氮平衡的关系[J]. 玉米科学, 2016, 24(3): 138−146. [Xiong Binglin, Wang Shiwen, Wang Xinyue, et al. Effects of nitrogenous fertilizer on leaf senescence of maize and the associate with carbon/nitrogen balance under drought stress[J]. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(3): 138−146.]

[20] 任昱, 吴波, 卢琦, 等. 荒漠植物白刺叶片气孔性状对模拟增雨的响应[J]. 林业科学研究, 2015, 28(6): 865−870. [Ren Yu, Wu Bo, Lu Qi, et al. Responses of stomatal traits of desert plant *Nitraria tangutorum* leaves to artificially simulated precipitation[J]. Forest Research, 2015, 28(6): 865−870.]

[21] Ogaya R, Penuelas J. Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*[J]. Biologia Plantarum, 2006, 50(3): 373−382.

[22] 麻雪艳, 周广胜. 干旱对夏玉米苗期叶片权衡生长的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1758−1769. [Ma Xueyan, Zhou Guangsheng. Effects of drought on the trade-off growth of leaf traits of summer maize in the seedling stage[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38 (5): 1758−1769.]

[23] 尹林克. 中亚荒漠生态系统中的关键种——柽柳(*Tamarix* spp.) [J]. 干旱区研究, 1995, 12(3): 43−47. [Yin Linke. *Tamarix* spp: The keystone species of desert ecosystem[J]. Arid Zone Research, 1995, 12(3): 43−47.]

[24] 贡璐, 刘曾媛, 塔西甫拉提·特依拜. 极端干旱区绿洲土壤盐分特征及其影响因素[J]. 干旱区研究, 2015, 32(4): 657−662. [Gong Lu, Liu Zengyuan, Tashpolat Tiyip. Soil salinity characteristic and its determinant factors at different soil types in oasis of extreme arid region[J]. Arid Zone Research, 2015, 32(4): 657−662.]

[25] 王朝辉, 李生秀. 不同生育期缺水和补充灌水对冬小麦氮磷钾吸收及分配影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(3): 265−270. [Wang Zhaohui, Li Shengxiu. Effects of water deficit and supplemental irrigation at different growing stage on uptake and distribution of nitrogen, phosphorus and potassium in winter wheat[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2002, 8(3): 265−270.]

[26] 张耀艺, 倪祥银, 杨静, 等. 中亚热带同质园不同树种氮磷重吸收及化学计量特征[J].应用生态学报, 2021, 32(4): 1154−1162. [Zhang Yaoyi, Ni Xiangyin, Yang Jing, et al. Nitrogen and phosphorus resorption and stoichiometric characteristics of different tree species in a mid-subtropical common-garden, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(4): 1154−1162.]

[27] 杨洁, 单立山, 白亚梅, 等. 氮添加和降水变化对红砂生理指标的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(2): 460−468. [Yang Jie, Shan Lishan, Bai Yamei, et al. Effects of nitrogen addition and precipitation on *Reaumuria soongorica* physiological indices[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(2): 460−468.]

[28] 张殿忠, 汪沛洪. 水分胁迫与植物氮代谢的关系 水分胁迫时氮素对小麦叶片氮代谢的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 1988, 16(4): 15−21. [Zhang Dianzhong, Wang Peihong. Relationship between water stress and plant nitrogen metabolism: effects of fertilizer nitrogen on nitrogen metabolism in water stressed wheat leaves[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 1988, 16(4): 15−21.]

[29] 朱再标, 梁宗锁, 王渭玲, 等. 氮磷营养对柴胡抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 95−99, 114. [Zhu Zaibiao, Liang Zongsuo, Wang Weiling, et al. Effects of Nitrogen and phosphorous on the drought resistance of *Bupleurum chinense*[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 23(2): 95−99, 114.]

[30] 李善家, 苟伟, 王辉, 等. 黑河下游黑果枸杞叶片C、N、P特征及对土壤水盐的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(19): 7189−7196. [Li Shanjia, Gou Wei, Wang Hui, et al. Characteristics of C, N, P, and their response to soil water and salt in leaves of *Lycium ruthenicum* in the lower reaches of the Heihe River[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(19): 7189−7196.]

[31] 张彦军, 郭胜利. 环境因子对土壤微生物呼吸及其温度敏感性变化特征的影响[J]. 环境科学, 2019, 40(3): 1446−1456. [Zhang Yanjun, Guo Shengli. Effect of environmental factors on variation characteristics of soil microbial respiration and its temperature sensitivity[J]. Environmental Science, 2019, 40(3): 1446−1456.]

[32] 赵炳梓, 徐富安. 水肥条件对小麦、玉米N、P、K吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 6(3): 260−266. [Zhao Bingzi, Xu Fuan. N, P, K uptake by winter wheat and maize as influence by different combinations of irrigation water and nitrogen fertilizer[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2000, 6(3): 260−266.]

[33] 刘莹莹, 苏妮尔, 赵彩鸿, 等. 落叶松凋落叶水提液对苗圃土壤微生物数量和土壤酶活性的影响[J]. 森林工程, 2020, 36(5): 24−33. [Liu Yingying, Su Nier, Zhao Caihong, et al. Effects of water extracts of *Larix chinensis* litters on the microbial quantity and enzyme activity of soil in nursery[J]. Forest Engineering, 2020, 36 (5): 24−33.]

[34] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11(1): 233−260.

[35] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441−1450.

[36] Pyankov V I, Kondratchuk A V, Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: The alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan[J]. New Phytologist, 1999, 143(1): 131−142.

[37] Leigh A, Sevanto S, Ball M C, et al. Do thick leaves avoid thermal

damage in critically low wind speeds?[J]. New Phytologist, 2012, 194(2): 477–487.

[38] 焦亮, 关雪, 刘雪蕊, 等. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应[J]. 干旱区研究, 2020, 37(1): 202–211. [Jiao Liang, Guan Xue, Liu Xuerui, et al. Functional traits of *Phragmites australis* leaves and response to soil environmental factors in inland river wetland[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(1): 202–211.]

[39] Smith W K. Temperatures of desert plants: Another perspective on the adaptability of leaf size[J]. Science, 1978, 201(4356): 614–616.

[40] 赵康宁, 刘丹丹. 植物的耐阴性评价[J]. 南华大学学报 (自然科学版), 2020, 34(3): 51–59. [Zhao Kangning, Liu Dandan. Assessment of plant shade tolerance[J]. Journal of University of South China (Science and Technology), 2020, 34(3): 51–59.]

[41] James S A, Bell D T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances[J]. Tree Physiology, 2000, 20(15): 1007–1018.

[42] 张静, 李素慧, 宋海燕, 等. 模拟喀斯特不同土壤生境下黑麦草对水分胁迫的生长和光合生理响应[J]. 生态学报, 2020, 40(4): 1240–1248. [Zhang Jing, Li Suhui, Song Haiyan, et al. Growth and photosynthetic physiological responses of *Lolium perenne* L. to water stress in the simulated karst soil habitats[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(4): 1240–1248.]

[43] 张曦, 王振南, 陆姣云, 等. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应[J]. 生态学报, 2016, 36(9): 2669–2676. [Zhang Xi, Wang Zhennan, Lu Jiaoyun, et al. Responses of leaf traits to drought at different growth stages of alfalfa[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 36(9): 2669–2676.]

[44] 曹翠玲, 李生秀, 苗芳. 氮素对植物某些生理生化过程影响的研究进展[J]. 西北农业大学学报, 1999, 27(4): 99–104. [Cao Cuiling, Li Shengxiu, Miao Fang. The research situation about effects of nitrogen on certain physiological and biochemical process in plants[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 1999, 27(4): 99–104.]

[45] Han Y, White P J, Cheng L. Mechanisms for improving phosphorus utilization efficiency in plants[J]. Annals of Botany, 2022, 129(3): 247–258.

[46] Han W, Fang J, Guo D, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377–385.

[47] 邓成华, 吴龙龙, 张雨婷, 等. 不同林龄油茶人工林土壤-叶片碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2019, 39(24): 9152–9161. [Deng Chenghua, Wu Longlong, Zhang Yuting, et al. The stoichiometry characteristics of soil and plant carbon, nitrogen, and phosphorus in different stand ages in *Camellia oleifera* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9152–9161.]

[48] Wang J, Chen G, Zou G, et al. Comparative on plant stoichiometry response to agricultural non-point source pollution in different types of ecological ditches[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2019, 26(1): 647–658.

[49] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 放牧和围封对藏北高寒草原紫花针茅群落生物量分配及碳、氮、磷储量的影响[J]. 草业科学, 2015, 32(11): 1878–1886. [Hong Jiangtao, Wu Jianbo, Wang Xiaodan. Effects of grazing and fencing on *Stipa purpurea* community biomass allocation and carbon, nitrogen and phosphorus pools on the northern Tibet Plateau alpine[J]. Pratacultural Science, 2015, 32(11): 1878–1886.]

[50] 刘旻霞. 甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8275–8284. [Liu Minxia. Response of plant element content and soil factors to the slope gradient of alpine meadows in Gannan[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(24): 8275–8284.]

[51] 孙一梅, 田青, 吕朋, 等. 极端干旱与氮添加对半干旱沙质草地物种多样性、叶性状和生产力的影响[J]. 干旱区研究, 2020, 37(6): 1569–1579. [Sun Yimei, Tian Qing, Lyu Peng, et al. Effects of extreme drought and nitrogen addition on species diversity, leaf trait, and productivity in a semiarid sandy grassland[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(6): 1569–1579.]

[52] 王鑫, 杨磊, 赵倩, 等. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应[J]. 生态学报, 2020, 40(8): 2691–2697. [Wang Xin, Yang Lei, Zhao Qian, et al. Response of grassland community functional traits to soil water in a typical the Loess Plateau watershed[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(8): 2691–2697.]

[53] Terashima I, Miyazawa S I, Hanba Y T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? —Consideration based on analyses of CO_2 diffusion in the leaf[J]. Journal of Plant Research, 2001, 114(1): 93–105.

[54] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes[J]. Ecology, 1999, 80(6): 1955–1969.

[55] Knops J M H, Reinhart K. Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient[J]. The American Midland Naturalist, 2000, 144(2): 265–272.

[56] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf lifespan: A test across biomes and functional groups[J]. Oecologia, 1998, 114(4): 471–482.

[57] 金鹰, 王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, 39(10): 1021–1032. [Jin Ying, Wang Chuankuan. Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 1021–1032.]

Responses of leaf structural and chemical trait of *Tamarix ramosissima* to soil water changes

LI Zehou[1,2,3], LI Ruixi[1,2,3], ZHANG Shubin[1,2,3], WANG Chongbin[1,2,3], ZHENG Mingming[1,2,3], DONG Yeqing[1,2,3], WU Xue[1,2,3,4]

(1. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, Xinjiang, China; 2. Key Laboratory of Oasis Ecology of Education Ministry, Urumqi 830017, Xinjiang, China; 3. Xinjiang Jinghe Observation and Research Station of Temperate Desert Ecosystem, Ministry of Education, Jinghe 833300, Xinjiang, China; 4. Ecology Post-Doctoral Research Station, Xinjiang University, Urumqi 830017, Xinjiang, China)

Abstract: Desert plants have developed unique leaf traits as part of their ecological response to long-term drought stress. We investigated the population characteristics of *Tamarix ramosissima* under different soil water conditions at the northern edge of the Tarim Basin and measured and analyzed its leaf structural and chemical traits, along with the main soil physicochemical properties, in this study. that the following was found: (1) soil water had a significant effect on several leaf traits of *Tamarix ramosissima*, including total nitrogen and phosphorus content, C:P, C:N, mean leaf thickness, and mean leaf area. (2) With the increase of soil water content, the N:P of *Tamarix ramosissima* leaves decreased, and its growth gradually changed from phosphorus-limited to nitrogen-limited. (3) There was a significant negative correlation between the total phosphorus content and C:P and N:P of *Tamarix ramosissima* leaves ($P < 0.01$) and a significant positive correlation between C:N and the mean leaf area ($P < 0.05$). The results indicate that soil water content is an important factor affecting the leaf functional traits of *Tamarix ramosissima*, and it adapts to the arid environment through the synergistic changes of some leaf traits. This study provides a basis for the evaluation of plant ecological adaptations in the ecological conservation and restoration processes in arid desert areas.

Keywords: *Tamarix ramosissima*; soil water content; leaf traits; ecological strategy; Tarim Basin